BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

58

N° 399 JUILLET-AOUT 1976

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs J. Dorst, C. Lévi et R. Laffitte.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1976

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 399, juillet-août 1976, Sciences de la Terre 58

Contribution à la connaissance d'*Heteroprox larteti* (Filhol) Cervidé du Miocène européen

par Léonard GINSBURG et Fernand CROUZEL *

Résumé. — La découverte, dans le gisement miocène de Sansan (Gers), d'une tête écrasée d'*Heteroprox larteti* (Filhol) a permis pour la première fois, grâce à l'association des bois et des mâchoires, de déterminer avec certitude les dents de cette forme rare. Ces pièces sont décrites et comparées à celles des genres les plus voisins. La révision des bois d'*Heteroprox* nous amène à confirmer, avec de nouveaux arguments, le point de vue de STEHLIN selon lequel ces bois étaient caducs. *Heteroprox larteti* apparaît d'autre part très nettement comme le descendant de *Procervulus dichotomus*.

Abstract. — The discovery, in the Miocene exposure of Sansan (S-W of France), of a crushed head, with its horns and jaws, of *Heteroprox larteti* (Filhol), has permitted for the first time to determine with certainty the teeth of this very rare Cervid. Description and comparison of teeth and horns with the nearest allied animals are given. We support STEHLIN's point of view that its horns were caduceous ones, and we ascertain that *Heteroprox* is issued from the Burdigalian form *Procervulus dichotomus*.

Les Cervidés à bois sont connus en Europe à partir de la base du Burdigalien. Dès le début de cette époque, tous les gisements tant soit peu importants d'Europe occidentale en ont livré au moins quelques restes. Dans les temps miocènes, celui de Sansan, dans le Gers, est sans conteste le plus riche en bois, dentures et ossements de Cervidés. Sur la base des appendices frontaux principalement, des dentures et, accessoirement, des crânes, FILHOL (1890) a décrit de ce célèbre gisement sept espèces qu'il rapportait au genre *Cervus* (*C. dicroceros*, *C. crassus*, *C. curvicornis*, *C. dubius*, *C. larteti*, *C. nouleti* et *C. sansaniensis*), sans compter une espèce rapportée au genre *Palaeocervus* (*P. sansaniensis*), trois espèces de *Palaeomeryx* (*P. magnus*, *P. minor*, *P. sansaniensis*) et une espèce de *Micromeryx* (*M. flourentinus*). Cette dernière forme, de très petite taille, est bien caractérisée et nous n'y reviendrons pas. Des trois espèces de *Palaeomeryx*, une seule doit subsister dans le genre. *Palaeomeryx minor*, ainsi qu'il a été déjà souligné (STEHLIN, 1939 ; GINSBURG, 1963), doit être écarté du genre *Palaeomeryx*, tandis que *Palaeomeryx magnus* et *Palaeomeryx sansaniensis* ne font qu'un. L. GINSBURG et E. HEINTZ (1966) ont montré par ailleurs que le genre *Palaeomeryx* n'était pas un Cervidé, mais une forme nettement giraffoïde. Restent les huit espèces groupées par FILHOL sous les noms de *Cervus* et *Palaeocervus*. STEHLIN (1927 et 1929) a parfaitement démontré que sous ces différentes étiquettes deux formes seulement

* L. GINSBURG : *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
F. CROUZEL : *Laboratoire de Géologie, Institut catholique, 31, rue de la Fonderie, 31000 Toulouse.*

étaient représentées : d'une part *Dicrocerus elegans* (Lartet) très abondant, sensiblement de la taille du Daim, d'autre part *Heteroprox larteti* (Filhol) beaucoup plus rare et un peu plus petit. Seuls les bois ont permis à STEHLIN de caractériser ces deux Cervidés. Il a pu montrer que les bois étaient caducs et que les différents types décrits par FILHOL en tant qu'espèces particulières correspondaient soit aux bois des différents stades d'âges de *Dicrocerus elegans* et d'*Heteroprox larteti*, soit à des bois anormaux des mêmes animaux. Les bois de Cervidés sont en effet des formations non permanentes. Elles tombent, dans la majorité des cas, chaque année, et chaque année un nouveau bois se reforme à la place en quelques mois. Mais le nouveau bois n'est pas identique à son prédécesseur. Chez les Cervidés actuels, comme chez *Dicrocerus elegans*, la limite entre la partie qui tombe (bois proprement dit) et le pédicule osseux qui reste est très nette. La base de la partie caduque est beaucoup plus large que le pédicule qui le supporte et est ornée d'une couronne de perlures ou « rose ». De plus, la surface osseuse du pédicule est lisse, tandis que celle de la partie caduque est irrégulière, parcourue par des rides et des sillons profonds et étroits sur toute sa surface. Il est donc incontestable que *Dicrocerus elegans* perdait périodiquement ses bois. On a d'ailleurs retrouvé des bois de chutes et des pédicules d'adultes terminés par une surface régulière, plus ou moins arrondie (concave pour les bois, convexe pour les pédicules), comparable à celle observée chez les formes actuelles après la chute des bois.

Si cette caducité est reconnue actuellement par tous les paléontologues pour *Dicrocerus elegans*, il n'en est pas de même pour *Heteroprox larteti*. L'absence de rose et de limite nette entre le pédicule et la partie « spongieuse », recouverte de velours lors de la croissance du bois, rend difficile la localisation et donc l'existence de cette limite. Les bois d'*Heteroprox larteti* seraient donc persistants mais recouverts d'un velours, représentant ainsi un stade intermédiaire entre celui des appendices frontaux parfaitement persistants et sans velours, du type *Procervulus* par exemple, et celui de *Dicrocerus* et des Cervidés actuels, avec formation de velours et chute périodique des bois. A cette manière de voir, STEHLIN a répondu (1927) que les bois faiblement bifurqués, à pointes courtes, attribués à des *Heteroprox* jeunes (STEHLIN, 1927, fig. 5) ne peuvent absolument pas se transformer en bois à fourche profonde et longs andouillers tels que sont ceux des adultes d'*Heteroprox* (STEHLIN, 1927, fig. 6). En effet, les bois d'adultes sont, au moment où ils se forment, sous l'enveloppe des velours, spongieux et richement vascularisés ; les pointes sont encore molles et émoussées. Au contraire, les bois terminés de stades plus jeunes, tels que nous les connaissons, sont durs et beaucoup moins vascularisés. Ils étaient incontestablement, au moment de la mort des animaux, déjà durs, sinon ils n'auraient pu être si bien fossilisés. Ils avaient donc achevé leur développement, perdu leurs velours et étaient devenus par là même incapables de transformation ultérieure.

A l'appui de la thèse de STEHLIN, nous apporterons deux arguments tirés des matériaux de Sansan : d'une part les dagues simples, ayant donc appartenu aux animaux les plus jeunes, sont beaucoup plus longues que les bois (pédicule compris) à plusieurs pointes ; d'autre part les bois bien fourchus montrent un pédicule d'autant plus court et épais que les bois sont eux-mêmes plus forts. La seule explication possible à ces faits semble être que les bois tombaient et qu'à chaque chute, comme chez *Dicrocerus* et les Cervidés actuels, un morceau du pédicule était aussi emporté tandis qu'avec l'âge ce même pédicule devenait de plus en plus épais. Enfin, sur plusieurs pièces de Sansan, ainsi que sur les trois bois d'*Heteroprox* de Steinheim que nous possédons au Muséum de Paris, la base de la partie ridulée,

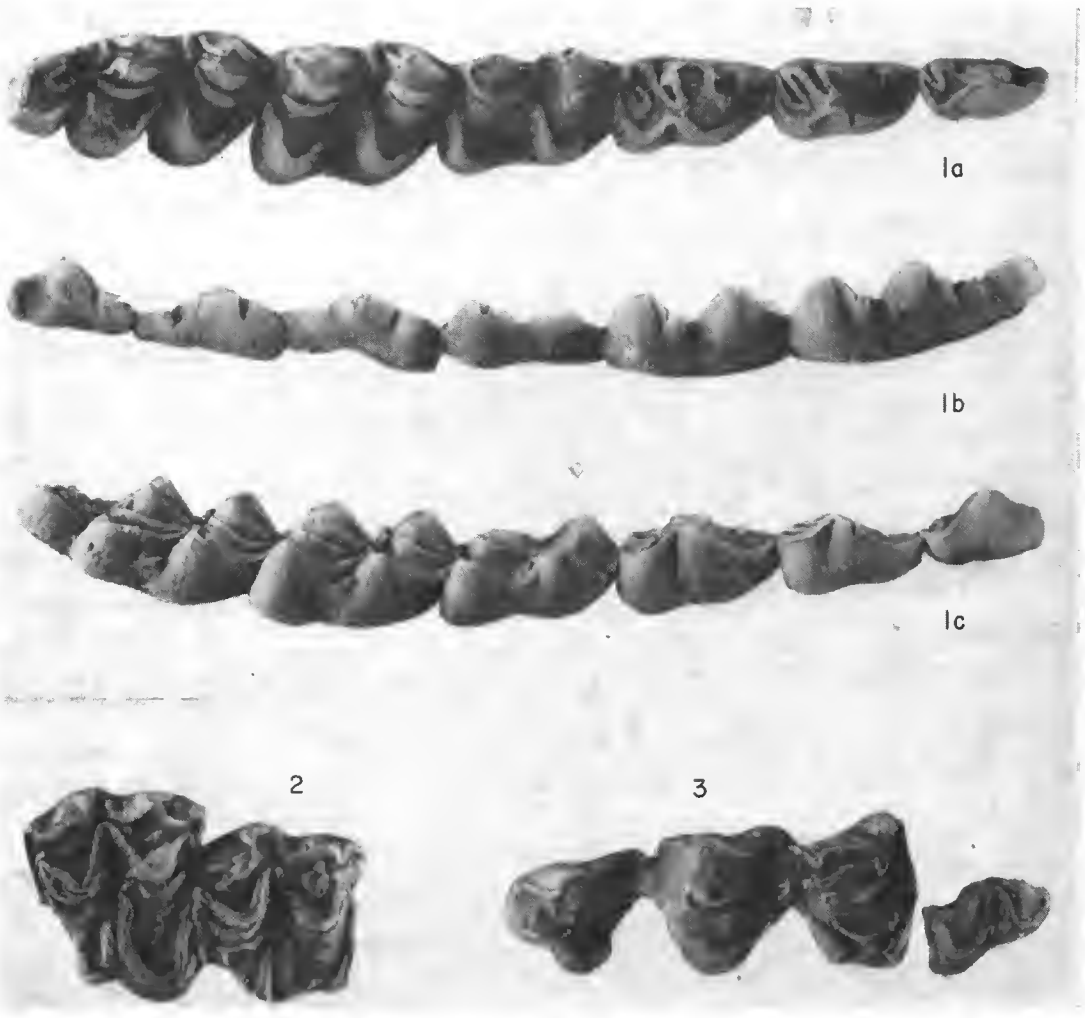

Fig. 1-3. — *Heteroprox larteti*, denture du sujet Sa 3399.
1 : P_2-M_3- droites (a, face occlusale ; b, face interne ; c, face externe) : 2 : M^2M^3 droite, face occlusale ; 3 : P^2-P^4, M^1 brisée gauches, face occlusale. Sansan. × 11/6.

entre la fourche et le pédicule osseux lisse, présente un épaississement qui évoque déjà une rose.

Si les bois d'*Heteroprox larteti* sont bien connus, il n'en est pas de même de sa denture. La monotonie des dents de Cervidés est telle que, dans un gisement comme Sansan, où les pièces abondent, on n'a jamais pu caractériser de manière certaine les dents d'*Heteroprox*. A la limite, on a soupçonné les mandibules les plus petites de lui appartenir. Stehlin (1927) dit ainsi que la mandibule de Sansan sur laquelle Filhol a établi son *Palaeomeryx minor* pourrait lui être attribuée, mais il ajoute qu'elle ne se distingue pas morphologique-

ment des autres mandibules de Sansan et qu'en définitive il peut s'agir aussi bien d'une femelle de *Dicrocerus elegans*.

Les fouilles entreprises et poursuivies méthodiquement depuis 1961 sur la colline de Sansan par F. Crouzel viennent d'apporter une contribution inégalable à ce problème. En effet, au cours des fouilles de l'été 1971, une tête d'*Heteroprox larteti* a été découverte, très écrasée malheureusement. Il a pu être récupéré le massacre complet avec les deux bois, ainsi que le maxillaire gauche avec ses prémolaires, les deux dernières molaires supérieures du côté droit, et presque toutes les dents jugales inférieures. L'ensemble a été catalogué sous le numéro Sa 3399. L'association en connexion des bois et de la denture nous permet donc aujourd'hui de décrire avec certitude les dents d'*Heteroprox larteti*.

Description des bois

Les bois de la pièce Sa 3399 appartiennent sans conteste à *Heteroprox larteti*. Ils sont simplement fourchus et il n'y a ni rose ni limite nette entre le pédicule osseux et le bois proprement dit. Celui-ci est caractérisé par des rides et des crêtes profondes orientées selon

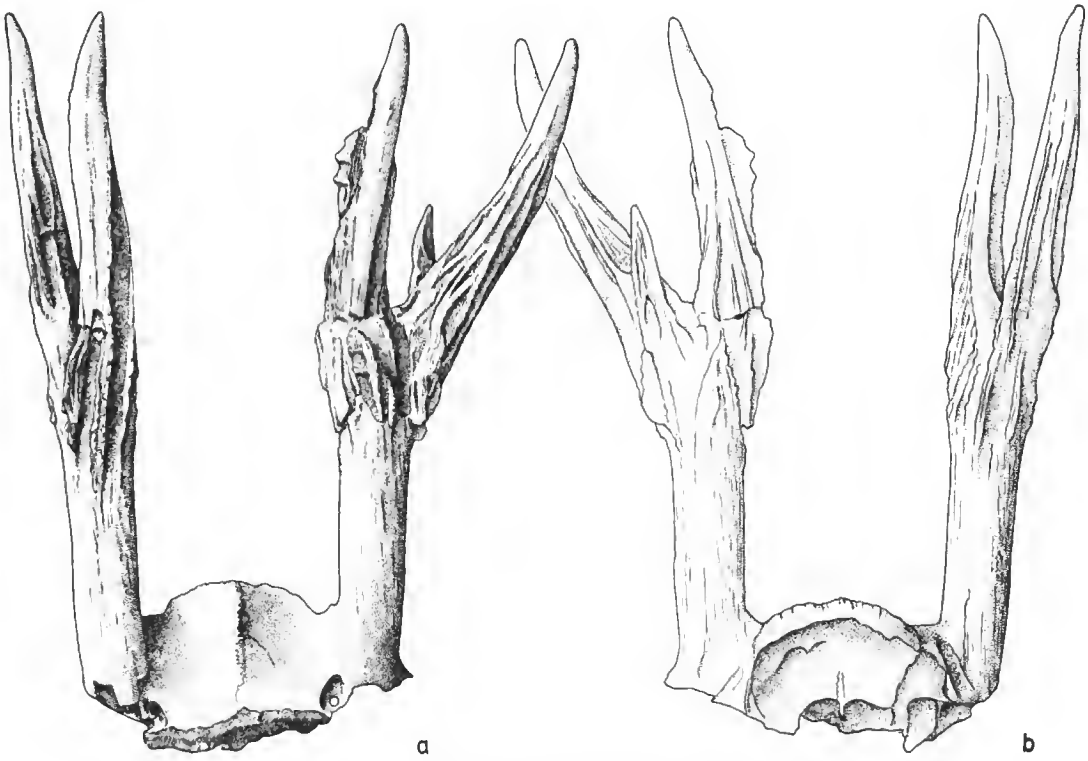

Fig. 4. — *Heteroprox larteti*, massacre du sujet Sa 3399 : a, face antérieure ; b, face postérieure. Sansan. × 1/2.

l'axe de chaque pointe. Le bois droit comporte deux pointes ellilées. Le pédicule et les deux andouillers sont dans un même plan. Ce plan n'est pas parfaitement parasagittal mais légèrement oblique vers l'intérieur et l'avant, comme s'il devait recouper le plan sagittal du crâne à peu près au niveau du museau. Le pédicule est légèrement aplati transversalement. L'andouiller antérieur, au moins dans sa partie basale, est sensiblement dans le même axe que le pédicule. Il se recourbe ensuite légèrement vers l'arrière et vers l'intérieur. L'andouiller postérieur part plus franchement vers l'arrière, puis vers le haut.

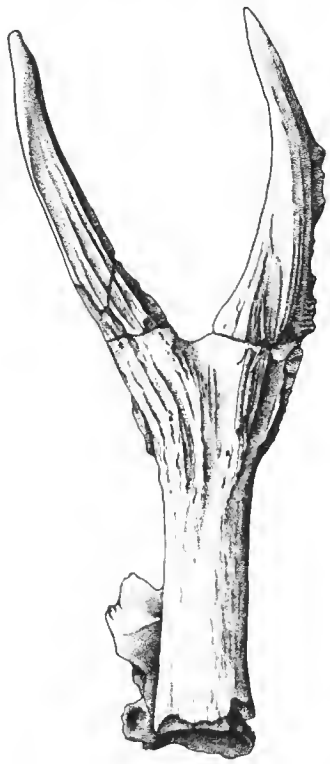

Fig. 5. — *Heteroprox larteti*, bois droit du massacre Sa 3399, face externe. Sansan. × 1/2.

Le bois gauche montre un pédicule et un andouiller antérieur du même type que leur homologue droit. Mais la pointe postérieure se complique d'un petit andouiller accessoire situé en arrière, vers l'intérieur, et démarrant près de la fourche principale. Cette dissymétrie entre les deux bois d'un même sujet est fort intéressante. Elle montre que les bois à trois pointes ne sont que des variations et doivent être rapportés aux espèces de bois à deux pointes si les autres caractères sont les mêmes. A Sansan, sur quinze bois d'adulte d'*Heteroprox larteti*, cinq présentent un andouiller supplémentaire. Sur ces cinq, quatre sont placés comme sur Sa 3399, c'est-à-dire à la base de la pointe postérieure et du côté interne. Le cinquième se trouve curieusement à l'extérieur et part de la fourche même, au niveau de la partie antérieure de cette fourche.

Stehlin (1927) a déjà attribué à *Heteroprox* un bois à trois pointes provenant de

Steinheim, et figuré par Fraas (1870, pl. VIII, fig. 7) sous le nom de *Cervus furcatus*. Il nous semble que cette variation des bois d'*Heteroprox* soit en corrélation avec leur caducité. Les formations frontales permanentes que sont les chevillons des Bovidés ne présentent jamais de telles fluctuations.

Denture supérieure

Les trois prémolaires gauches, le quart interne de la première molaire gauche, les deux autres molaires droites presque complètes ont été conservées. Toutes ces dents sont plus petites que celles de *Dicrocerus elegans*. Leur morphologie comporte quelques caractéristiques assez appréciables par rapport à ce Dicrocère. Cependant, les dents du Dicrocère de Sansan présentent parfois entre elles des différences aussi importantes et nous pouvons nous demander si les particularités que nous observons sur les dents d'un seul échantillon d'*Heteroprox* ont vraiment une valeur d'ordre générique, voire spécifique. Toutefois, ces particularités odontologiques de l'échantillon Sa 3399 sont d'une nature différente de celle des individus de Dicrocère entre eux. Quoi qu'il en soit, nous les décrirons. L'avenir dira l'importance de leur signification.

Sur P^2, la racine interne est implantée plus en avant que chez le *Dicrocerus elegans* de Sansan, et la partie de la couronne située près du collet, entre cette racine et la racine antérieure, dessine un golfe plus resserré que chez le même Dicrocère. La partie postéro-interne de la dent a disparu par usure de la dent, l'individu étant assez âgé. D'après le dessin de l'émail conservé sur la muraille externe, le parastyle semble plus faible que chez *Dicrocerus* et le paracône plus important, le sillon qui le sépare du métacône se trouvant, à la base de la dent, au niveau de l'avant de la racine postérieure. Ce sillon se trouve en général plus en avant chez Dicrocère, mais peut se trouver à cette même situation.

Sur P^3, la racine interne se trouve comme sur P^2 située plus en avant que chez *Dicrocerus elegans*. La tangente, en vue occlusale, au parastyle et au protocône (ou cône antéro-interne), est beaucoup plus proche d'un plan para-sagittal que chez *Dicrocerus*. La base du protocône est ornée d'un cingulum très net, assez rare chez *Dicrocerus*. D'après les reliefs demeurés de la base de la muraille externe, on peut deviner que les proportions entre eux du parastyle, du paracône et du métacône devaient être les mêmes que chez *Dicrocerus*. L'hypocône devait être très faible, car la surface de contact de la dent avec P^4 est très courte, la face postéro-interne étant presque plane et rejoignant assez directement la pointe postérieure de la dent.

P^4, endommagée à l'avant et du côté interne, est difficilement étudiable. Le métastyle y semble important et l'hypocône peut-être un peu moins fort que chez *Dicrocerus*. Sur la face postéro-interne, en partie conservée, s'observe un net cingulum.

La première molaire n'est connue que par sa partie linguale. La muraille antérieure du protocône dessine une concavité très nette qui correspond à un resserrement de ce tubercule. Il y avait un cingulum antérieur et un autre petit cingulum sur la face postéro-interne du protocône. Le pilier interne est réduit à une petite crête descendant de l'hypocône.

Les deux dernières molaires supérieures sont plus complètes. Leur structure est la même que chez *Dicrocerus*. Cependant, elles paraissent plus allongées transversalement et leur mésostyle est particulièrement fort.

Dents inférieures

Pour les dents inférieures, la mise en évidence de caractères morphologiques propres à *Heteroprox* se heurte à un obstacle d'un ordre différent de celui des dents supérieures. Si l'on aligne par rang de taille les mandibules de Sansan susceptibles d'être attribuées à *Dicrocerus* et *Heteroprox*, l'on constate que la mandibule Sa 3399 associée aux bois d'*Heteroprox* ci-dessus décrits se trouve être la plus petite. Si l'on compare cette mandibule aux plus grandes, l'on observe des différences morphologiques. Mais plusieurs de ces différences s'amenuisent au fur et à mesure que l'on descend l'échelle des tailles, si bien que le lot des plus petites mandibules semble morphologiquement (et dimensionnellement) appartenir à *Heteroprox*. Cependant, sur les bois de Cervidés de ce même gisement, on compte, sur le matériel du Muséum de Paris, 188 bois attribuables avec certitude à *Dicrocerus* (sans compter les andouillers isolés) contre 16 à *Heteroprox*. La proportion d'*Heteroprox* par rapport au nombre total est donc de 1/12,5. Pour les mandibules, nous avons étalé toutes les mandibules comportant la série complète prémolaires-molaires. Leur nombre est de 67. Le rapport 1/12,5 donne 5,44. Logiquement, il devrait donc y avoir parmi elles 5 ou 6 mandibules d'*Heteroprox*. Or le lot des mandibules partageant la taille de l'*Heteroprox* Sa 3399 est de douze, soit le double du chiffre prévu. Ce lot contient donc aussi des mandibules de *Dicrocerus*. Ce point de vue nous est par ailleurs confirmé par la découverte récente, à Sansan, d'une portion de tête (maxillaires et bois associés) d'un jeune *Dicrocerus elegans* (Sa 3367) dont la taille des dents (adultes) est égale à celles de l'*Heteroprox* Sa 3399. Nous avons donc recherché des caractères morphologiques qui nous permettraient de couper ce dernier lot en deux parties plus ou moins égales. En sélectionnant certains caractères, nous avons retenu cinq mandibules (Sa 3116, Sa 3117, Sa 3118, Sa 3119 et Sa 3129) comme appartenant certainement à *Heteroprox*, et à côté, deux plus douteuses (Sa 3115 et Sa 3132), mais pouvant tout de même lui appartenir. Parmi ces deux dernières se trouve la mandibule type du « *Palaeomeryx* » *minor* de Filhol (Sa 3132).

Comme chez *Dicrocerus*, la P_1 n'existe pas et une barre part en avant de P_2. Cette P_2 est étroite, son métaconide très faible et la face externe est régulièrement bombée de l'avant au milieu de la racine postérieure. Le sillon qui part du cône principal de la dent et descend en arrière le long de la muraille externe, séparant le protoconide de l'hypoconide, est donc oblique, plus que sur la majorité des grands individus de *Dicrocerus elegans*.

P_3 est plus mince en avant qu'en arrière, son métaconide est en forme de lame ellilée dirigée postéro-intérieurement à partir de la pointe principale de la dent et, sur la face externe, le sillon séparant le protoconide de l'hypoconide est fortement marqué et peut-être légèrement plus en arrière que chez les grands *Dicrocerus elegans*.

P_4 est plus forte que les autres prémolaires, comme chez *Dicrocerus elegans*. Elle reste cependant assez ellilée en avant. Le sillon séparant, sur la muraille externe, le protoconide de l'hypoconide est particulièrement marqué. Ce caractère, rare chez les *Dicrocerus elegans* de grande taille, est plus fréquent sur les petites pièces, et pourrait peut-être servir à délimiter les deux genres. La position, par contre, de ce sillon semble sans importance car elle paraît assez variable chez les *Dicrocerus* de grande taille.

Les molaires sont du type Dicrocère. Le pilier interlobaire externe est bien marqué,

le plis palaeomeryx à peu près inexistant et les stylides de la muraille interne sont bien marqués.

Comme caractères différentiels portés par les dents jugales inférieures, on retiendra donc la petite taille des dents, la faiblesse du métaconide P_2, la rotondité régulière de sa muraille externe au niveau du paraconide et du protoconide, l'absence sur P_3 de renflement de la muraille interne à la base du métaconide, le léger recul de l'hypoconide de P_2 et de P_3, l'étroitesse de l'avant de P_3 et de P_4, la profondeur du sillon séparant, sur la face externe, le protoconide de l'hypoconide sur P_3 et sur P_4.

Comment marier ces caractères pour les pièces douteuses ? A titre d'exemple, prenons la mandibule type de « *Palaeomeryx* » *minor*, que Stehlin (1927) a déjà tenté de rapprocher d'*Heteroprox*. La série dentaire est à peine plus longue que celle d'*Heteroprox*. Le métaconide de P_2, quoique pas très développé, est cependant plus fort. La muraille externe de cette dent est assez régulièrement bombée mais le sillon qui limite l'avant de l'hypoconide est moins reculé que chez *Heteroprox*. Sur P_3, l'avant est effilé et le métaconide est particulièrement mince à son extrémité, comme chez *Heteroprox*. Le sillon externe entre protoconide et hypoconide, sur P_3 et sur P_4, est moins marqué, mais l'hypoconide de ces deux dents est particulièrement peu étalé du côté externe, ce qui reviendrait au même si, ce qui est possible, le caractère important était le rétrécissement de l'arrière du protoconide. En définitive, cette mandibule, comme plusieurs autres d'ailleurs, présente un certain nombre de caractères communs avec l'*Heteroprox* Sa 3399, mais pas tous. La taille générale, le profil occlusal effilé des prémolaires, la réduction du paraconide de P_2 et P_3 et du métaconide de P_3 nous font pencher vers une détermination préférentielle pour *Heteroprox*, malgré la force apparente du métaconide de P_2. Il est utile de souligner que les figures données par Filhol de cet échantillon ne rendent compte d'aucun de ces caractères.

Par contre le fragment de mandibule de Neudorf-Sandberg déterminé comme *Heteroprox* par Thenius (1952 : 90, fig. 53) appartient bien à ce genre. On distingue bien sur les figures le profil effilé à l'avant de ces prémolaires, ainsi que le métaconide très réduit de P_2 et P_3. Par contre la muraille externe de P_2 n'est pas bombée comme sur les spécimens de Sansan. La taille est enfin bien inférieure à celle de nos *Heteroprox* de Sansan, même de l'échantillon Sa 3399.

Diagnose

Nous proposerons finalement pour *Heteroprox larteti* la diagnose suivante : Cervidé de taille légèrement inférieure à celle de *Dicrocerus elegans*, à bois bifurqués simples, sillonnés de profondes rides de la fourche aux extrémités des pointes, mais sans rose ; pointe antérieure sensiblement dans le prolongement du pivot, puis se recourbant vers l'arrière ; pointe postérieure dirigée habituellement plus franchement vers l'arrière et se relevant ; présence fréquente d'une troisième pointe, en général par dédoublement de la pointe postérieure. Racine interne de P^2 et P^3 située plus en avant que chez *Dicrocerus elegans* ; faiblesse de l'hypocône de P^3, réduisant sa surface de contact avec P^4 ; M^2 et M^3 élargies transversalement. Prémolaires inférieures effilées à l'avant ; P_2 à très faible métaconide et face externe bombée ; sillon externe généralement fort entre protoconide et hypoconide sur P_3 et P_4. Autres caractéristiques identiques à *Dicrocerus elegans*.

Mesures (en millimètres) : Série supérieure : $P^2 = 10{,}9 \times 8{,}4$; $P^3 = 10{,}8 \times 10{,}5$; $P^4 = (9{,}0) \times ?$; $M^2 = 13{,}1 \times ?$; $M^3 = 13{,}0 \times 15{,}4$. — Série inférieure : P_2-$M_3 = 75{,}3$; $P_2 = 9{,}1 \times 4{,}3$; $P_3 = 10{,}9 \times 6{,}2$; $P_4 = 11{,}4 \times 7{,}4$; $M_1 = 11{,}5 \times 8{,}7$; $M_2 = 13{,}7 \times 10{,}4$; $M_3 = 18{,}8 \times 9{,}9$.

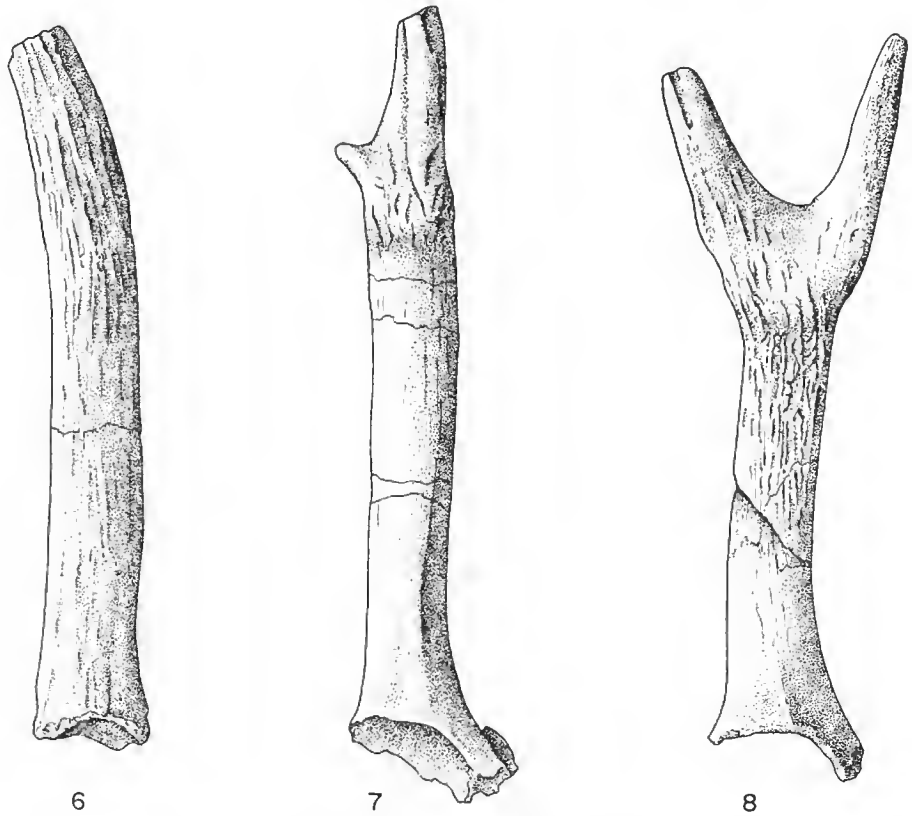

Fig. 6-7-8. — *Heteroprox larteti*, bois droits, face externe.
6 : première dague, Sa 3335 ; 7 : bois de deuxième tête, Sa 3316 (figuré Filhol, 1890, pl. XXXV fig. 4) ; 8 : bois adulte, Sa 3315 (figuré Filhol, 1890, pl. XXXVII fig. 6). Sansan. × 2/3.

Répartition stratigraphique et phylogénie

Le plus ancien gisement ayant livré *Heteroprox* est Sansan. Les autres gisements à *Heteroprox* sont ou certainement plus récents (Steinheim, Klein-Hadersdorf) ou approximativement datés, mais en tout cas d'âge vindobonien (Benern). *Heteroprox* a même été signalé dans le Pontien mais la mauvaise qualité du matériel récolté ne permet pas, à notre sens, une détermination précise (cf. Tobien, 1963).

Dans les terrains plus anciens que Sansan, existait, au Burdigalien et dans le premier niveau du Vindobonien (Faluns de la Touraine), un Cervidé de taille comparable à *Heteroprox*, à bois formés d'une simple fourche mais réputés non caducs : *Procervulus*. Le fait que ses bois étaient persistants a détourné tous les auteurs d'un rapprochement phylogénétique avec *Heteroprox*. L'examen d'un matériel assez abondant de *Procervulus* nous amène à une conclusion différente. Nous avons entre les mains un nombre de bois et de mandibules

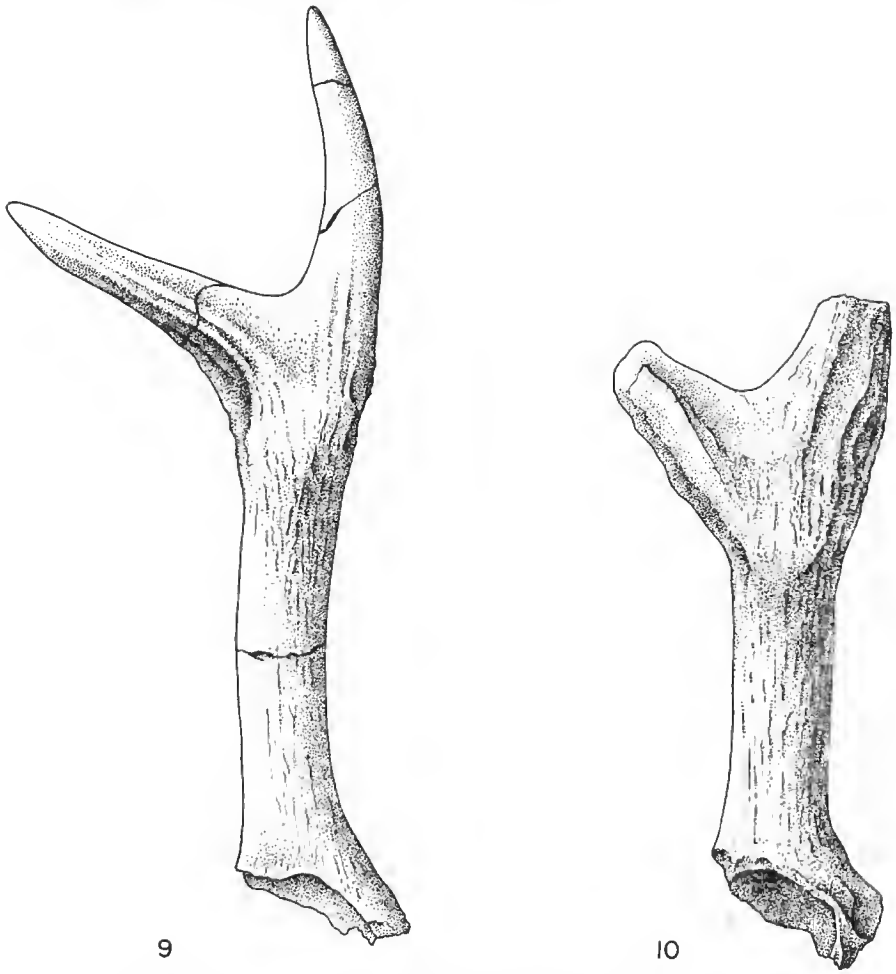

Fig. 9-10. — *Heteroprox larteti*, bois droits, face externe.
9 : Sa 3317, type de l'espèce (figuré Filhol, 1890, pl. XXXVII fig. 5) ; 10 : Sa 3342, sujet plus âgé. Sansan. × 2/3 environ.

relativement important, d'une part de Pontlevoy, provenant soit des anciennes collections du Muséum de Paris, soit de la collection Bourgeois, dont les rescapés nous ont été donnés après l'incendie du collège de Pontlevoy en 1940, d'autre part de Baigneaux-en-Beauce (fouilles L. Ginsburg, 1961, 1970 et 1973). Quelques autres pièces des gisements de l'Orléanais et des faluns de la Touraine, appartenant aux collections du Muséum de Paris, n'ont pas été négligées.

Procervulus dichotomus était un peu plus petit qu'*Heteroprox larteti*. Sur les dents, on n'observe aucun caractère probant de filiation, comme il fallait s'y attendre, mais rien ne s'y oppose. Les dents de *Procervulus* ont sensiblement la structure de celles d'*Heteroprox* ;

les inférieures sont plus graciles que celles de *Dicrocerus elegans* mais, comme on l'a vu dans ces genres miocènes, les dents sont toujours plus massives sur les formes (ou les individus) de plus grande taille. Les prémolaires sont bien resserrées à l'avant et le métaconide de P_3 est mince. Le sillon de la muraille externe est très en arrière, ce qui semble un caractère spécifique (ou ancestral). Malheureusement, on ne connaît pas la P_2. Les dents supérieures montrent deux caractères plus intéressants : le parastyle de P^2 est faible comme chez *Heteroprox*, tandis que la molaire supérieure de La Romieu figurée par Roman et Viret (1934, pl. VI, fig. 8) est, comme chez *Heteroprox*, plus allongée dans le sens transversal que chez *Dicrocerus*. Roman et Viret ont d'ailleurs déjà souligné ce caractère (1934 : 50).

L'étude des appendices frontaux apporte des arguments plus probants. La forme en est la même. Comme chez *Heteroprox*, les bois sont en général formés d'une simple fourche, dont les deux pointes sont soit symétriques, soit dissymétriques, la pointe antérieure étant dans le prolongement du pivot et se recourbant ensuite vers l'arrière, la pointe postérieure partant alors plus franchement vers l'arrière et étant plus rectiligne et plus longue. Comme chez *Heteroprox* encore, la pointe postérieure est parfois dédoublée, mais, semble-t-il, plus rarement. L'implantation du pivot sur le front est aussi du même type. Les différences portent sur deux caractères : la taille et le port des velours.

Les pédicules des individus les plus âgés de *Procervulus* sont plus longs que les plus âgés d'*Heteroprox*. Par contre, ils sont plus minces. D'autre part, sur les individus les plus jeunes, le pédicule de *Procervulus* est considérablement plus grêle que chez *Heteroprox*.

On a toujours admis que les bois de *Procervulus* ne portaient pas de velours. Ceux de l'Orléanais, figurés par Mayet (1908 : 144, fig. 54), ceux de La Romieu figurés par Roman et Viret (1934, pl. V fig. 12 et 14) et ceux de Pontlevoy figurés par Gaudry (1878 : 87, fig. 100 b, c, d) et Mayet (1908 : 288, fig. 94 ; 289, fig. 95 ; 291, fig. 98) sont ou paraissent lisses. Aucun sillon ne les parcourt, au moins dans les parties figurées. Le matériel de Baigneaux, des Faluns de l'Anjou et du Blésois présentent quelques bois de ce type. Mais la plupart portent des sillons longitudinaux sur les andouillers. L'examen de la littérature le montre déjà : la pièce type de Gervais (1859, pl. 23, fig. 4), provenant des environs de Lectoure, celle de Montaimzard figurée par Cuvier (1823, pl. VIII fig. 3, 4), celle de La Romieu figurée par Roman et Viret (1934, pl. XII fig. 13), ainsi que celles de Pontlevoy figurées l'une par Mayet (1908, pl. X fig. 8), l'autre par Stehlin (1937 : 209, fig. 13) présentent de très nets sillons. Les bois de Baigneaux, de Pontlevoy et des Faluns de l'Anjou sont presque tous marqués de profondes rides. Ces rides accusées sont plus espacées et moins nombreuses que celles d'*Heteroprox*. Elles descendent souvent assez bas sur le pivot, sous la fourche. Sur le matériel plus ancien (Burdigalien) de Baigneaux et de Chevilly, elles sont moins profondes que sur celui plus récent (Helvétien) de Pontlevoy. De plus, les bois lisses sont toujours moins nombreux que les bois ridés, et ils correspondent toujours aux plus petits individus, aux pivots les moins épais en diamètre. On observe enfin parfois un épaississement de l'os sous la fourche, au niveau qui, chez *Dicrocerus* par exemple, correspondrait à la rose. Face à ces faits, on ne peut s'empêcher de penser qu'un velours recouvrait déjà les bois de *Procervulus*. Est-ce à dire que ces bois tombaient ? Il ne semble pas. La longueur de pivot semble constante. Nous possédons cinq exemplaires sur lesquels cette distance est mesurable, prise du bord supérieur de l'orbite à la fourche : un provient de Baigneaux, trois de Pontlevoy et le dernier est la pièce type des environs de Lectoure. Sur ces cinq pièces la longueur est sensiblement la même. Mieux encore, la pièce de Baigneaux, qui est

un peu plus épaisse que les autres, est aussi légèrement plus longue. Cela peut être mis en relation soit avec l'âge de l'animal, soit avec sa constitution plus robuste prise comme un cas individuel. Sur un si faible matériel, on ne peut dire plus. Les seules différences notables entre les bois examinés de *Procervulus dichotomus* portent sur le diamètre du pivot et la longueur des pointes. Il semble que, à l'image du diamètre du pivot des formes actuelles, le pivot et les pointes de *Procervulus dichotomus* s'épaississaient sur plusieurs années, pendant que les pointes s'allongeaient. Pour cela, il n'est pas besoin que les bois tombent.

Quoi qu'il en soit, il nous apparaît clairement que *Procervulus dichotomus* est l'ancêtre d'*Heteroprox larteti*. Malgré l'étroitesse des relations entre les deux formes, les deux noms génériques sont valides. L'évolution ontogénique des bois est différente et les prémolaires inférieures de *Procervulus* sont plus graciles que celles d'*Heteroprox*.

Suscitée par la découverte, à Sansan, d'un massacre d'*Heteroprox larteti* en connexion avec les dents supérieures et inférieures, cette étude a permis : de décrire pour la première fois, avec certitude, la denture d'*Heteroprox larteti* ; de montrer que les bois d'*Heteroprox larteti* étaient caducs ; d'établir une filiation directe entre *Procervulus dichotomus* et *Heteroprox larteti*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cuvier, G., 1823. — Recherches sur les ossements fossiles. Nouvelle édition.

Dehm, R., 1944. — Frühe Kirschgeweihe aus dem Miozän Süddeutschlands. *Neues Jb. Miner. Mh.*, **4**, B.

Filhol H., 1890. — Études sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Bibltque Ec. ht. Étud., Paris, sect. scie. nat.*, **37** (1) : 1-319, 2 fig., 46 pl.

Fraas, O., 1862. — Die tertiären Hirsch von Steinheim. *Württemb. natuur. Jh.*, (3) : 113-131, 2 pl.

— 1870. — Die Fauna von Steinheim. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, Stuttgart, **26** : 1-54, 11 pl.

Gaudry, A., 1878. — Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques : Mammifères tertiaires. Masson Edit., Paris, 295 p., 312 fig.

Gervais, P., 1859. — Paléontologie et zoologie française. 2e édit., 559 p., 51 fig. ; atlas : 12 p., 84 pl.

Ginsburg, L., 1963. — Les Mammifères fossiles récoltés à Sansan au cours du XIXe siècle. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e s., **5** : 3-15, 4 fig.

Ginsburg, L., et E. Heintz, 1966. — Sur les affinités du genre « *Palaeomeryx* » (ruminant du Miocène européen). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **26** : 979-982, 1 fig.

Haupt, O., 1935. — Bemerkungen über der Hirsche aus dem Dinotheriensand Rheinhessen. *Notizbl. Ver .Erdk.*, Darmstadt, (5) **16**.

Mayet, L., 1908. — Étude des Mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. *Annls Univ. Lyon*, **24** : 1-336, 100 fig., 12 pl.

Mottl, M., 1970. — Die jungtertiäre Säugetierfaunen der Steiermark Südost-Österreichs. *Mitt. Mus. Bergb. Geol. Tech.*, Graz, **31** : 77-168, 7 fig.

Roman, F., et J. Viret, 1934. — La faune des Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Mém. Soc. géol. Fr.*, N. S., **9** (21) : 1-67, 25 fig., 12 pl.

Stehlin, H. G., 1927. — Bemerkungen über die Hirsche von Steinheim am Aalbuch. *Ecl. geol. helv.*, **21** (1) : 245-256, 7 fig.

— 1937. — Bemerkungen über die miocaenen Hirschgenera *Stephanocemas* und *Lagomeryx*. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **48** : 193-214, 13 fig.

— 1939. — *Dicroceros elegans* Lartet und sein geweihwechsel. *Ecl. geol. helv.*, **32** (2) : 162-179, 11 fig.

THENIUS, E., 1948. — Zur Kenntniss der fossilen Hirsche des Wiener Beckens unter besonderer Berücksichtigung ihrer stratigraphischen Bedeutung. *Annln. naturh. Mus.*, Wien, **56** : 262-308, 10 fig.

— 1950. — Die tertiären Lagomeryciden und Cerviden der Steiermarck. *Sber. öst. Akad.* (*Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*), Wien, **1**, 159 : 219-254, 10 fig.

— 1952. — Die Saugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March. *Neues Jb. Geol. Paläont.*, **96** (1) : 27-136, 70 fig.

TOBIEN, H., 1963. — *Dorcatherium* KP. und *Heteroprox* ST (Artiodactyla, Mamm.) aus der miozänen Kieselgurlagerstätte von Beuern im Vogelsberg (Kr. Giessen). *Notizb. hess. Landesamt. Bodenforsch. Wiesbaden*, **91** : 7-15, 2 fig., 1 pl.

ZDARSKY A., 1909. — Die miozäne Säugetierfauna von Leoben. *Jb. geol. Bundesanst.*, *Wien*, **59** (2) : 245-288, 3 pl.

Manuscrit déposé le 8 novembre 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., *Paris*, 3e sér., nº 399, juillet-août 1976, Sciences de la Terre 58 : 345-357.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.